ÜBERGANGSBLÄTTER BEI DER MUMMEL
(Nuphar luteum)

Von Dr. GEORG EBERLE, Wetzlar

Mit 3 Abbildungen und 20 Figuren auf 3 Tafeln

Beobachtungen über das Leben der Mummelfliege *(Hydromyza livens)*, deren Larven in den Schwimmblättern der Mummel *(Nuphar luteum)* minieren, machten 1941/43 die Durchsicht einer großen Zahl von Mummelblättern vom Boot aus notwendig. Dabei fielen mir, zuerst im Schleusenkanal der Lahn bei Altenberg (Kr. Wetzlar), Blätter auf, denen das Nebeneinander von Schwimmblatt- und Unterwasserblatt-Abschnitten (Abb. 1 und 2) oft eine geradezu bizarre Zwittergestalt verlieh. Die gleiche Erscheinung sah ich in späteren Jahren wieder, auch an anderen Stellen, wie zuletzt 1957 im Altwasser der Lahn bei Dutenhofen (Kr. Wetzlar) und in der freien Lahn unterhalb von Weilburg.

Schon bei früherer Gelegenheit habe ich kurz auf diese eigenartigen Blätter aufmerksam gemacht. Nachforschungen im Schrifttum nach Mitteilungen über diesen Gegenstand blieben erfolglos. Wohl hält K. GOEBEL das Auftreten von Übergangsblättern zwischen den Schwimm- und den Wasserblättern bei der Mummel für wahrscheinlich: „Ohne Zweifel werden sich, ähnlich wie bei *Sagittaria*, zwischen den Schwimm- und den Wasserblättern auch hier Übergänge finden lassen". Er verweist auf Mitteilungen von ARCANGELI über die Blätter von Wasserpflanzen. „Solche (gemeint sind Übergangsblätter) wurden in der Tat neuerdings von ARCANGELI beschrieben. Dieselben fanden sich im Frühjahr, wo auf die zuerst gebildeten Wasserblätter dann die Schwimmblätter folgen. Die Übergangsblätter haben Spaltöffnungen auf der Oberseite und nähern sich auch sonst den Schwimmblättern". Die eingehende Durchsicht der Arbeit von ARCANGELI läßt jedoch erkennen, daß dort nur bezüglich der Randbeschaffenheit, der Textur und der Anatomie des Blattes von Übergangsbildungen gesprochen wird; von Erscheinungen, wie sie von mir beschrieben werden, ist nicht die Rede.

An ihren am Grund des Wohngewässers kriechenden mächtigen Rhizomen bringt die Mummel in jahreszeitlich geregelter Folge zweierlei Blätter hervor (Abb. 3). Etwa von Mitte April ab erscheinen die derben, langgestielten, eng herzförmig eingeschnittenen, ovalen Schwimmblätter an der Wasseroberfläche. Auf sie folgt ein Schub salatartig zarter, kurz gestielter, breit herzförmiger, am Rand stark gewellter Unterwasser-

blätter, die vom Herbst bis zum Frühling in der gleichmäßig kühlen Tiefe bei stark abgeschwächtem Licht die Assimilation fortsetzen. In bewegtem, fließendem Wasser unterbleibt die Ausbildung von Schwimmblättern, die Pflanze ist dann ganz auf den Stoffgewinn durch die Tätigkeit ihrer Unterwasserblätter angewiesen. Diese stellen, wie sich aus der Blattfolge von aus Samen erwachsenen Mummelpflanzen ergibt, Jugend- oder Primärblätter dar und können auch bei der älteren Pflanze als Hemmungsbildungen beim Eintreten ungünstiger Lebensbedingungen erneut auftreten. Die an dem voll entwickelten und unter günstigen Bedingungen wachsenden Mummelstock entwickelten Schwimmblätter sind als die Folgeblätter aufzufassen.

Zwischen den normalen Schwimmblättern finden sich nun hin und wieder, bald nahe der Wasseroberfläche, bald in größerer Tiefe, jene wunderlichen Blätter, in deren Spreiten derbes Schwimmblattgewebe neben dünnem Unterwasserblattgewebe vorkommt oder miteinander wechselt. Es sind also Übergangsblätter in dem Sinne, daß sowohl Blattstücke des Primär- als auch des Folgeblattes eine Spreite zusammensetzen, welche jetzt nicht nur Unterwasserblatt und nicht ausschließlich Schwimmblatt ist. Die erste Aufgabe hier wird es sein müssen, den Regelmäßigkeiten im Bau dieser Art von Übergangsblättern nachzugehen. Von hier aus kann dann versucht werden, dem Verständnis ihrer Entstehung näher zu kommen. Die von mir eingesammelten Übergangsblätter wurden ihrer großen Empfindlichkeit und des ihnen drohenden raschen Formverlustes halber meist sogleich sorgfältig gepreßt und getrocknet. Die Wellungen des Blattrandes der Unterwasserblatt-Abschnitte und die auf der Grenze der beiden Blattarten häufigen Ausbeulungen der Spreite (Abb. 1 und 2) werden hierdurch in die Ebene gebreitet und erscheinen nun als Falten. Dies ist beim Betrachten der auf den Tafeln nach Zeichnungen wiedergegebenen Blätter zu beachten.

Übergangsblätter habe ich frühestens Anfang Mai beobachtet; aber auch im Juni und Juli sah ich noch frische an der Wasseroberfläche erscheinen. Eine Kontrolle des reichen Mummelbestandes im Lahnschleusenkanal bei Altenberg (Kr. Wetzlar) auf Übergangsblätter hin am 5. 6. 1958 ergab keine Funde; am 18. 7. aber fand ich dort nicht weniger als 18 Übergangsblätter, die meisten davon offensichtlich ganz frisch entfaltet. Es ist bemerkenswert, daß Übergangsblätter offenbar nie unter den im Frühling zu allererst an der Wasseroberfläche erscheinenden Blättern zu finden sind; der erste Blattschub würde dementsprechend ausschließlich aus normalen Schwimmblättern bestehen.

Vergleiche bei einer größeren Aufsammlung von Übergangsblättern der Mummel führen zur Feststellung einiger für die Erklärung ihres Entstehens möglicherweise wichtiger Regelmäßigkeiten:

1. Der Anteil der beiden Blattarten an den Übergangsblättern ist sehr wechselnd und zeigt alle Abstufungen zwischen solchen, bei denen einem

Schwimmblatt nur ein kleiner Teil von Unterwasserblattgewebe eingefügt ist (Tafel I Fig. a, h und i) und anderen, bei denen ein Unterwasserblatt nur fleckenweise Schwimmblattgewebe aufweist (Tafel II Fig. c). Auch die kleinsten, mitten im Unterwasserblattgewebe liegenden Schwimmblatt-Gewebeinseln zeigen auf ihrer Oberseite in typischer Weise zahlreiche Spaltöffnungen, während diese den Unterwasserblatt-Gewebeeinschaltungen im Schwimmblattgewebe fehlen.

2. Wenn einem Schwimmblatt nur wenig Unterwasserblattgewebe eingefügt ist, so tritt dieses in erster Linie an der Blattspitze auf (Tafel I Fig. a, b und c). Es gibt also kaum ein Übergangsblatt, bei dem nicht mindestens die Blattspitze aus Unterwasserblattgewebe besteht. Nur sehr selten sah ich Übergangsblätter, bei denen Unterwasserblattgewebe an der Blattspitze fehlte, jedoch im Bereich der Blattgrundes beiderseits des Stielansatzes vorhanden war (Tafel I Fig. h und i).

3. Hat das Unterwasserblattgewebe in einem Übergangsblatt größere Ausdehnung, so zieht es sich als bald schmälerer, bald breiterer Streifen von der Spitze entlang der Mittelrippe zum Stielansatz hin (Tafel I Fig. c und d). Sodann tritt es in einem vom Blattstielansatz gegen die Blattlappen verlaufenden Streifen und an den Enden ihrer Zipfel auf (Tafel I Fig. e, f und g).

4. Von den vorstehend genannten Blattbezirken her dehnt sich das Unterwasserblattgewebe gegen den Rand hin aus, bis der Schwimmblattanteil sich auf einen schmalen Randstreifen beschränkt oder in Inseln auflöst (Abb. 2, Tafel II Fig. a, b und c).

5. Dem sich ändernden Anteil der beiden Blattgewebe im Übergangsblatt entspricht ein Wandel der Blattgestalt. Besonders merkwürdig ist in dieser Übergangsreihe ein fast dreieckig-spießförmiges Blatt (Tafel II Fig. b, d und e, Tafel III Fig. c), dessen Mitte ganz aus Unterwasserblattgewebe besteht, welches aus der Spitze und den Lappenenden breit hervorquillt und die Schenkel aus Schwimmblattgewebe umgreift.

6. Übergangsblätter, bei denen der Anteil an Unterwasserblattgewebe sehr gering ist, gehören zu den kleinsten, finden sich also niemals unter den großen Schwimmblättern, wie sie den blühenden Mummelbestand auszeichnen. Die größten Übergangsblätter besitzen dagegen auch die größten Anteile von Unterwasserblattgewebe und nähern sich im Umriß mehr und mehr den breiten Unterwasserblättern (Tafel II Fig. c).

Aus Punkt 1, 2 und 3 ist abzuleiten, daß die Stellen des Mummelblattes, an denen bevorzugt Unterwasserblattgewebe auftritt, jenen Blattbezirken angehören, welche die der Anlage nach ältesten Teile des Blattes darstellen. Von diesen werden zuerst die Blattspitze, die Mittelrippe und die Zipfel des Blattgrundes angelegt. Randliches Flächenwachstum führt in der Folge zur Ausgestaltung der Spreite und zu der kennzeichnenden Einrol-

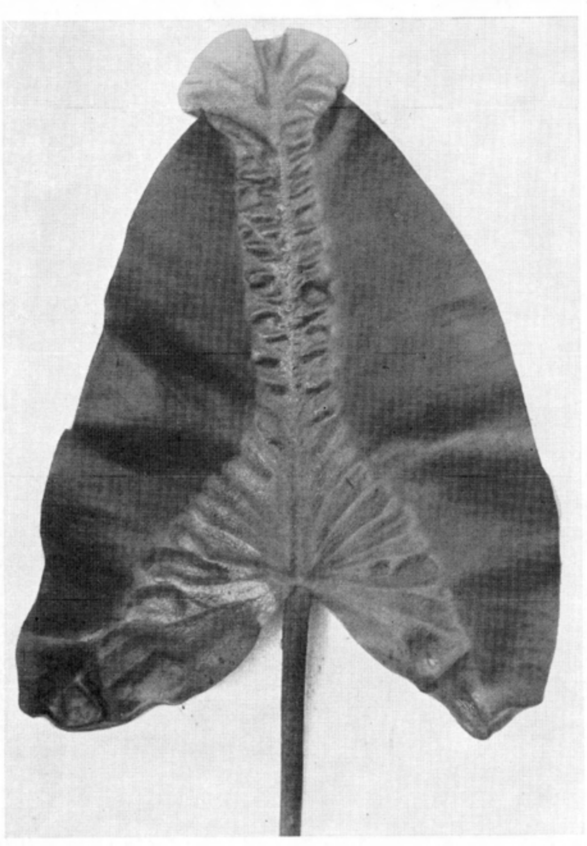


Abb. 1. Übergangsblatt der Mummel *(Nuphar luteum)*; $\frac{6}{7}$ n. Gr. — Aufn. Verf., Schleusenkanal der Lahn bei Altenberg (Kr. Wetzlar), 19. Juli 1958.

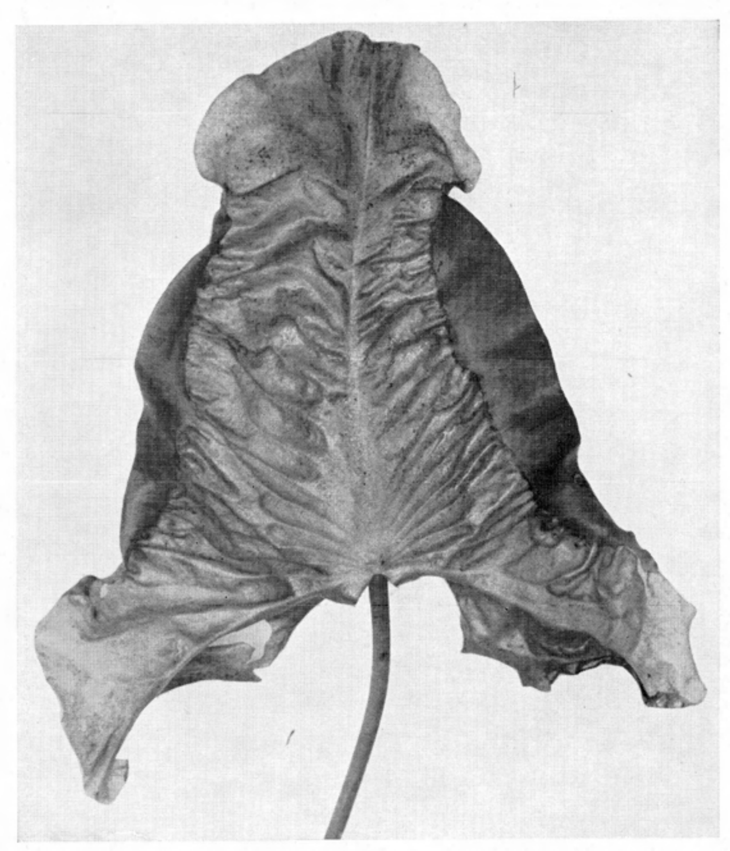


Abb. 2. Übergangsblatt der Mummel *(Nuphar luteum)* mit starken Verbiegungen in dem zwischen zwei randlichen Schwimmblatt-Abschnitten eingeengten Unterwasserblatt-Anteil; $\frac{6}{7}$ n. Gr. — Aufn. Verf., Lahnschleusenkanal bei Altenberg (Kr. Wetzlar), 19. Juli 1958.

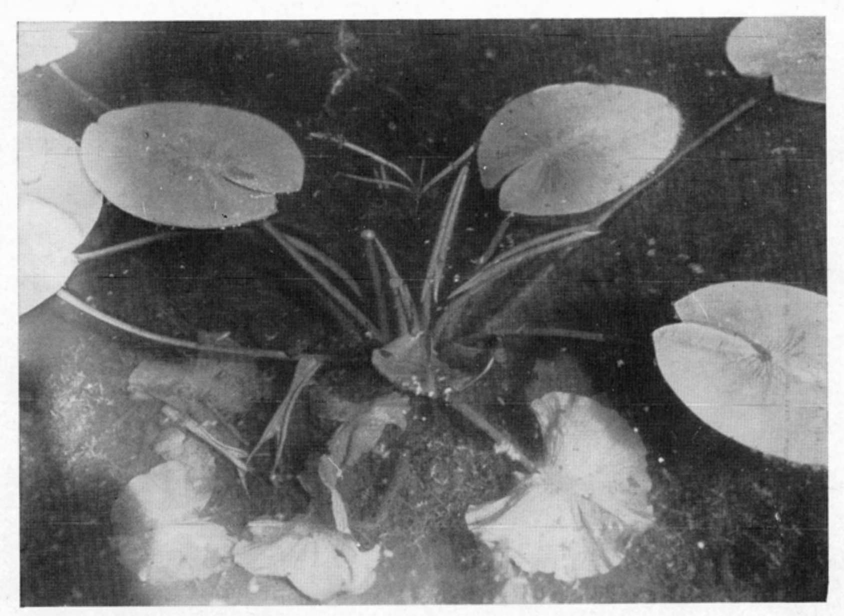
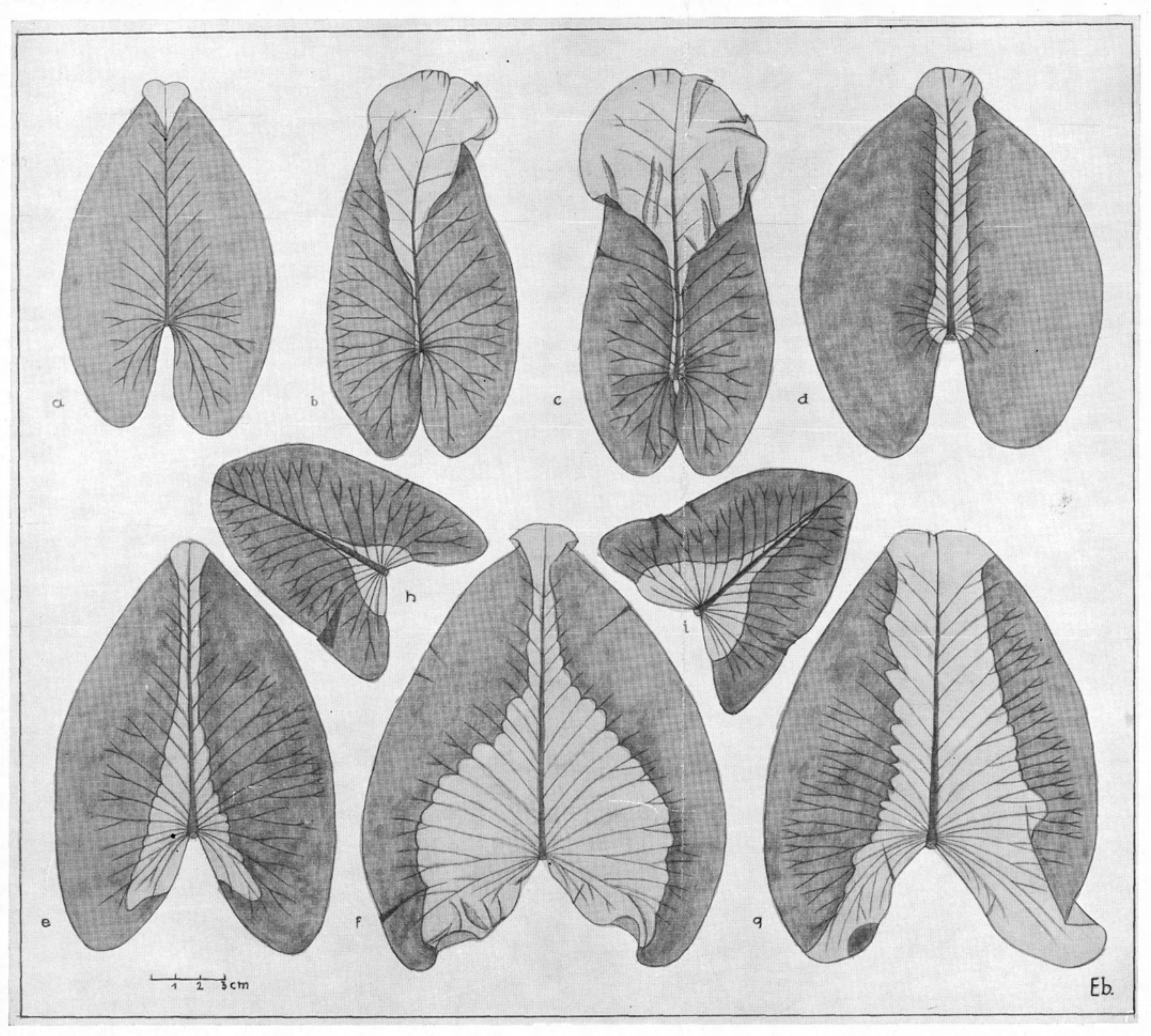
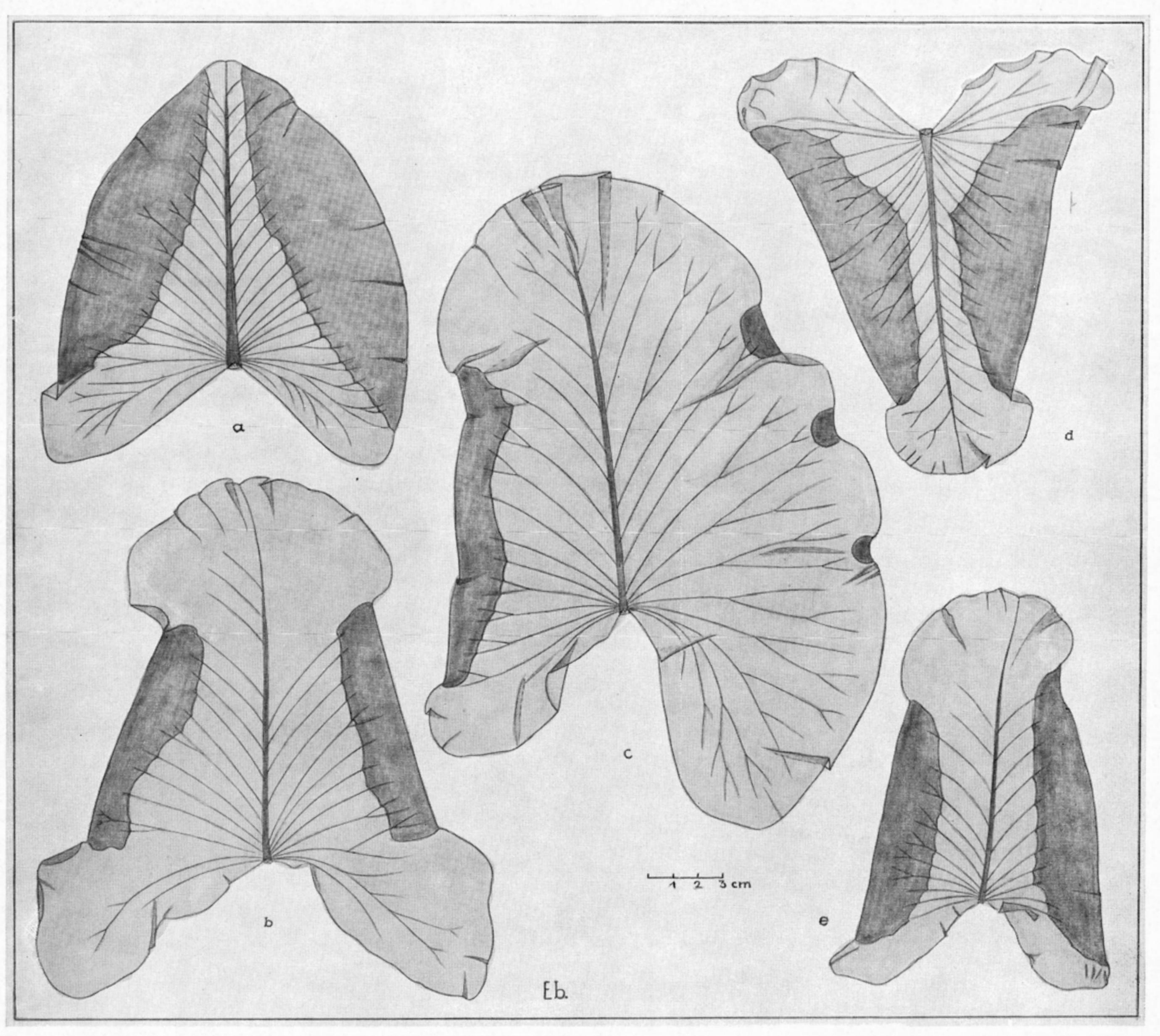


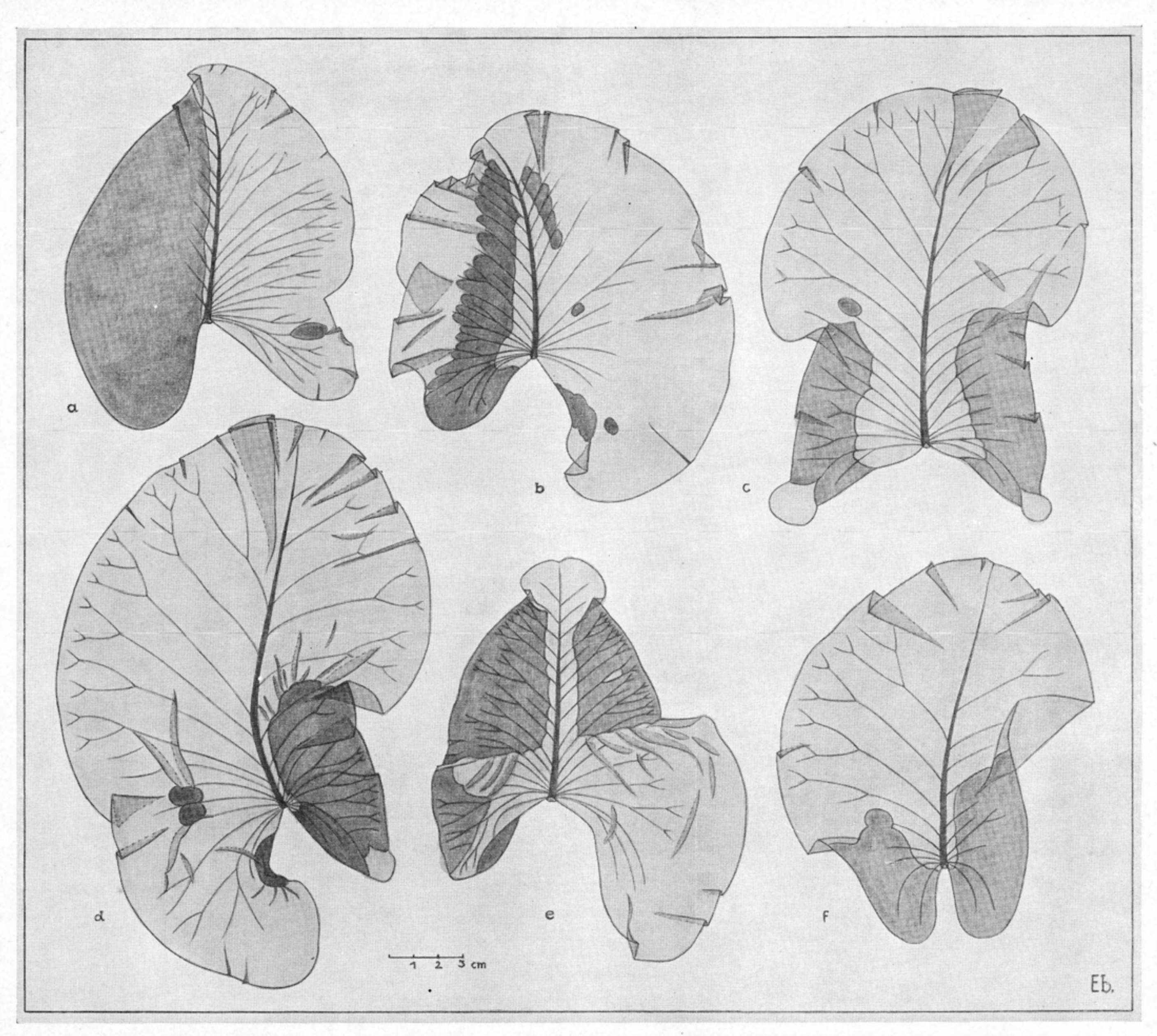
Abb. 3. Zwei Stöcke der Mummel *(Nuphar luteum)* mit Unterwasser- und Schwimmblättern und dem Wasserspiegel entgegen wachsenden Blütenknospen. — Aufn. Verf., Drausensee bei Hansdorf (Kr. Elbing), 14. Mai 1931.



Tafel 1. Übergangsblätter der Mummel *(Nuphar luteum)* aus dem Schleusenkanal der Lahn bei Altenberg (Kr. Wetzlar). a) vom 23. VI. 42, b) vom 2. VII. 44, c) vom 21. V. 43, d) vom 21. V. 42, e) vom 6. VI. 43, f) vom 20. VI. 42, g) vom 1. V. 43; h) und i) vom 19. VII. 58. — Urzeichnung Verf.



Tafel 2. Übergangsblätter der Mummel *(Nuphar luteum)* aus dem Schleusenkanal bei Altenberg (Kr. Wetzlar). a) vom 21. V. 42, b), d) und e) vom 23. VI. 42, c) vom 6. VI. 43. — Urzeichnung Verf.



Tafel 3. Übergangsblätter der Mummel *(Nuphar luteum)* aus dem Schleusenkanal der Lahn bei Altenberg (Kr. Wetzlar). a) und c) vom 21. V. 42, b) und f) vom 6. VI. 43, d) vom 2. VII. 44, e) vom 19. V. 43. — Urzeichnung Verf.

lung gegen die Oberseite (involutive Vernation). Auch die für die Übergangsblätter oft bemerkenswerte Länge der Blattstiele, die nicht selten in schroffem Gegensatz zu dem die Blattgestalt beherrschenden Unterwasserblatt-Anteil steht, ist das Ergebnis nachträglichen Wachstums peripherischer Teile.

Aus Punkt 6 könnte geschlossen werden, daß es vielleicht gewisse schwächere Rhizome seien, welche die Übergangsblätter mit geringen Unterwasserblatt-Teilen liefern. Leider verhinderten die beträchtliche Tiefe und die sehr geringe Durchsichtigkeit des Wassers an meinen bisherigen Beobachtungsstellen genaue Feststellungen hierzu.

Unter der Menge der von mir durchgesehenen Übergangsblätter herrschten zwar die nach Form und Ausstattung den vorstehenden Ausführungen entsprechenden vor, fanden sich jedoch einige, deren Bildungsbesonderheiten vielleicht bedeutungsvoll sind für die Erklärung ihres Entstehens. Im allgemeinen zeigen die Übergangsblätter eine ausgeprägte Symmetrie der beiden Blatthälften. Einseitige Verbreiterung des Unterwasserblattgewebes von der Spitze über den Mittelstreifen und in den Blattgrund führt aber über eine zunächst gemilderte Asymmetrie (Tafel I Fig. g und Tafel II Fig. c) auch zu äußerst asymmetrischen Formen (Tafel III, Fig. a und b).

Am 21. 5. 1942 fand ich ein Übergangsblatt, dessen linke Seite, von einem dem Mittelnerv der Regel entsprechend folgenden schmalen Unterwasserblatt-Gewebestreifen abgesehen, ausschließlich aus Schwimmblattgewebe besteht. Seine rechte Hälfte dagegen ist, ausgenommen eine kleine länglich-eiförmige Schwimmblatt-Gewebeinsel im Lappen nahe dem Blattgrund, durchaus von Unterwasserblattgewebe gebildet (Tafel III, Fig. a). Es liegt also hier ein Blatt vor, das im wesentlichen halbseitig Schwimmblatt, halbseitig Unterwasserblatt ist!

Ein anderes am 6. 6. 1943 gesammeltes, weniger im Aufbau als in der Form asymmetrisches Blatt hat in seiner rechten, gestaltlich fast vollkommen einem Unterwasserblatt entsprechenden Hälfte vier in der Nähe des Mittelstreifens liegende Inseln von Schwimmblattgewebe (Tafel III, Fig. b). Die linke Seite zeigt in der entsprechenden Zone einen zusammenhängenden, fast die Hälfte ihrer Breite einnehmenden Streifen von Schwimmblattgewebe, der sich aus der Blattspitze bis in den Blattgrund hinzieht und beiderseits von Unterwasserblattgewebe begleitet wird. Da das zarte Unterwasserblattgewebe sich stets flächengrößer entwickelt als die entsprechenden Teile eines Schwimmblattes, kommt es bei diesem Blatt in der linken Hälfte zu den auch sonst für Übergangsblätter so kennzeichnenden, in diesem Falle besonders ausgeprägten Unausgeglichenheiten, die sich in starken Wellungen und bis zu Ausbeutelungen gehenden Verbiegungen der Blattfläche äußern.

Noch disharmonischer erscheinen endlich Übergangsblätter, die, quer zur Mittelrippe geteilt, eine im Spitzen- und im Blattgrundabschnitt stark verschiedene Ausbildung zeigen. Ich besitze hiervon drei Beispiele und zwar vom 19. 5. 1943, vom 6. 6. 1943 und vom 2. 7. 1944 (Tafel III, Fig. e, f und d). Den Blättern von Fig. d und f ist gemeinsam, daß der Unterwasserblattanteil die Spitzenhälften beherrscht. Besonders das Blatt der Fig. f zeigt vor einem mit Ausnahme des Unterwasserblatt-Mittelstreifens normalem Schwimmblattgrund eine breite Unterwasserblatthälfte. Das Blatt der Fig. d ist linksseitig, mit Ausnahme von drei Schwimmblatt-Gewebeinseln im Gebiet des Blattgrundes, normales Unterwasserblatt; rechtsseitig aber ist die vordere Blatthälfte Unterwasserblatt, die hintere, mit Ausnahme des Streifens längs der Mittelrippe und des äußersten Zipfels des Blattgrundlappens, Schwimmblatt. Bei dem Blatt der Fig. e besteht umgekehrt der Spitzenabschnitt vorwiegend aus Schwimmblattgewebe, wobei die Spitze und ein mäßig breiter Mittelstreifen aus Unterwasserblattgewebe eingefügt sind. Mit fast gerader, etwas schräg zur Mittelrippe verlaufender Grenze setzt es gegen die hintere Blatthälfte ab, die rechts ausschließlich von üppig entwickeltem Unterwasserblattgewebe gebildet wird, das sich mit starker Flächenkräuselung an den viel schmaleren Schwimmblattabschnitt anfügt. Auf der linken Seite treten aber noch zwei Schwimmblatt-Gewebestücke im Blattgrund auf, die die Flächenentwicklung des Unterwasserblattanteils in diesem Bezirk erheblich beschränken.

Ohne Endgültiges sagen zu wollen, könnte die Entstehung dieser Übergangsblätter etwa folgendermaßen gedacht werden. In Blattanlagen, bei denen das Gewerbe der ältesten Abschnitte bereits als Primär- oder Unterwasserblattgewebe fixiert ist, erfolgt eine Umstimmung, welche die in ihrem Feinbau noch nicht festgelegten jüngeren, randnäheren Teile betrifft und in ihnen die Ausbildung von Folge- oder Schwimmblattgewebe bewirkt. Je früher diese Umstimmung eintritt, desto kleiner muß der Anteil an Unterwasserblattgewebe bei dem entstehenden Übergangsblatt werden, der sich im äußersten Falle auf die Blattspitze (Tafel I, Fig. a) oder den Blattgrund (Tafel I Fig. h und i,) beschränkt oder sich auch längs der Mittelrippe und bis in die Zipfel der Blattlappen hinziehen und ausbreiten kann (Tafel I, Fig. d bis g). Je später die Umstimmung erfolgt, desto größer wird der Unterwasserblattanteil werden, während das Schwimmblattgewebe ganz auf den Rand beschränkt oder selbst in getrennte inselartige Stücke aufgelöst wird (Tafel II, Fig. a bis e, Tafel III ,Fig. c).

Sprechen wir von einer Umstimmung bei den Blattanlagen der Mummel, dann muß auch die Frage gestellt werden, welche Ursachen sie bewirken könnten. Da das Unterwasserblatt von *Nuphar luteum* als Primärblatt (Jugendform oder auch Hemmungsbildung) die Blattform der Herbst- und Wintermonate aber auch weniger günstiger Wuchsplätze in tiefem oder in bewegtem Wasser ist, liegt es am nächsten, zuerst an Außen-

faktoren zu denken wie Einflüsse der Wassertemperatur, des Lichtgenusses und der Wasserbewegung, vielleicht auch noch an irgendwelche von außen wirkende Schädlichkeiten stofflicher Art. Aus Standortsbeobachtungen kann ich hierzu bisher keine bestimmten Aussagen machen. Leider stellen sich auch dem Experiment ungewöhnliche Schwierigkeiten entgegen, die sich aus den Besonderheiten der Lebensansprüche einer großen Wasserpflanze ergeben. Es wäre aber auch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß der Pflanze innewohnende Faktoren wie z. B. ihr Entwicklungszustand durch Bildungs- oder Wachstumsstoffe an den in Frage stehenden Blattformen beteiligt sein könnten. Hier haben vielleicht gerade die zunächst einer Erklärung am wenigsten zugänglich erscheinenden asymmetrischen und disharmonischen Formen etwas zu sagen.

Schon bei einem Blatt, wie es die Tafel III, Fig. a zeigt, wird es schwierig, sich vorzustellen, wie die genannten Außenfaktoren hier eine Umstimmung der Blattanlage bewirkt haben sollten, derart, daß die eine Seite derselben zum Schwimmblatt fortschreiten konnte, während die andere — von der Schwimmblatt-Gewebeinsel im Blattzipfel abgesehen — auf dem Zustand des Primärblattes verharren mußte. Bei dem Blatt der Tafel III, Fig. b sehen wir uns dann vor die noch schwierigere Frage gestellt, wie hier eine zweimalige, besonders die linke Blatthälfte stark treffende Umstimmung zustande gekommen sein könnte. Denn nachdem der Anstoß zur Bildung von Schwimmblattgewebe gegeben war, muß dieser Reiz abgeklungen sein, so daß die Randteile wieder aus Unterwasserblattgewebe gebildet werden konnten. Vollends hoffnungslos aber scheint die Annahme von umstimmenden Außenfaktoren vor den Blättern der Tafel III, Fig. d, e und f. Bei ihnen müßte der umstimmende Anlaß nur die vordere bzw. die hintere Hälfte des Blattes getroffen haben, ja, bei den Blättern der Tafel III, Fig. d und f müßte die Umstimmung sogar wieder die linke Seite anders beeinflußt haben als die rechte. Daß sich das alles noch an den ganz jungen, eng mit anderen Jungblättern zusammenstehenden, von den Scheiden älterer Blätter umhüllten und in einen Filz von Seidenhaaren dicht verpackten Blattanlagen zugetragen haben müßte, das macht diese Annahme noch unwahrscheinlicher. Innere Faktoren, z. B. in winzigen Mengen wirkende Wuchsstoffe, könnte man sich hier eher als formenden und umstimmenden oder lenkenden Anlaß vorstellen als die doch wohl überhaupt viel gröber angreifenden Außenfaktoren.

Es wäre von großem Interesse zu erfahren, ob und wo an anderen Stellen die hier beschriebenen Übergangsblätter beobachtet wurden. Es müßte eine dankenswerte Aufgabe sein, durch eine eingehende experimentelle Untersuchung die Bildungsbedingungen dieser höchst eigenartigen Blattgebilde in Erfahrung zu bringen.

SCHRIFTTUM

ARCANGELI, G.: Sulle foglie delle piante acquatiche e specialmente sopra quelle della *Nymphaea* e del *Nuphar*. — Nuovo Giornale Botanico Italiano. XXII, 1890, S. 441—446. — COSTANTIN, M. J.: Etudes sur les feuilles des plantes aquatiques. — Annales d. sc. nat. VII. sér. Botanique. Tome 3. 1886. — EBERLE, GG.: Seerose und Mummel. — Natur und Volk, 73, 1943, S. 234—244 und: Stein, Kraut und Tier; Frankfurt 1956, S. 155. — GOEBEL, K.:PflanzenbiologischeSchilderungen II. Teil. Marburg 1893. — GLÜCK, H.: Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Bd. I, II und III. Jena 1905—1911. — ROSHARDT, P. A.: Schwimm- und Wasserblätter von *Nymphaea alba* L. — Ber. d. dtsch. bot. Ges. XXXIII, 1915, S. 499—516. — SCHENK, H.: Die Biologie der Wassergewächse, Bonn 1886.